DOI: 10.5846/stxb201512172515
刘玉佳,顾卓欣,王晓春.模拟气候变暖对东北兴安落叶松径向生长的影响.生态学报,2017,37(8):2684-2693.
Liu Y J,Gu Z X,Wang X C.Impact of simulated climate warming on the radial growth of *Larix gmelinii* in northeast China.Acta Ecologica Sinica,2017,37(8):2684-2693.

模拟气候变暖对东北兴安落叶松径向生长的影响

刘玉佳,顾卓欣,王晓春*
东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要:2004 年在带岭、孙吴、松岭和塔河构成的纬度梯度上分别选取幼龄兴安落叶松(*Larix gmelinii*),将其统一移栽到纬度较低的帽儿山地区,以模拟温度升高对兴安落叶松径向生长的影响。在 2013 年生长季(6—9 月)分别在 4 个纬度移栽原地和移栽地(帽儿山)的树木主干和小枝上取样,主干用微生长锥钻取样芯,小枝直接截取一段,主干和小枝的样品用石蜡切片法得到扩大细胞和成熟细胞的大小及数量的动态变化。结果表明:温度升高导致兴安落叶松主干扩大细胞大小和数量均增加,但是主干径向生长与温度升高不呈正比。生长季前期(6 月),带岭小枝成熟细胞数量明显高于其他两组,但在 8 月晚材细胞数量偏少,表明其还在继续生长。生长季后期(8 月),松岭兴安落叶松小枝扩大细胞平均大小为 5 μm,分化数为 4 个,而松岭移栽到帽儿山后扩大细胞平均大小为 9.9 μm,分化数为 7 个,增长了近 1 倍。松岭成熟细胞大小较其他两地偏大,可能与其水分状况有关。温度升高不能直接改变植物生长周期一类由基因控制的生理特性,但是对树木不同构件的影响力是不同的,小枝受到的影响要大于主干。当全球变暖尤其是伴随降水量减少时,将减少兴安落叶松径向生长,包括管胞直径、数量和生长周期。通过纬度变化模拟气候变暖,深入分析不同构件树木生长对气候变化的响应,为预测气候变化对兴安落叶松生长及分布的影响提供依据。

关键词:兴安落叶松;年轮;暖化;形成层;切片

Impact of simulated climate warming on the radial growth of *Larix gmelinii* in northeast China

LIU Yujia,GU Zhuoxin,WANG Xiaochun*
Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, *China*

Abstract: Climate warming has been widely reported across the globe, especially in high-latitude regions. There is an increasing body of evidence that a temperature increase would greatly affect tree growth and forest ecosystem. To simulate the effects of climate warming on the radial growth of *Larix gmelinii*, eight-year-old young trees in Dailing, Sunwu, Songling, and Tahe (from low to high latitude) were transplanted to Maoershan (the lowest latitude) in 2004. We collected the micro-growing cores from the main trunks and segments of the branchlets from trees growing at the four transplanting origins and the one transplanting destination in the growing season of 2013. The enlarged and mature cells in main trunk and branchlet in each year were identified, and their sizes and quantities were measured by paraffin section methods. The results showed that the size and quantity of enlarged and mature cells in the *Larix gmelinii* trunk increased with the simulated temperature increase, but the radial growth increment of the main trunk did not respond to the temperature increase. In the early part of the growing season (June), the quantity of mature cells in Dailing was significantly higher than that of the other two groups, whereas the cell number in August was relatively lower, indicating a pattern of continuous growth. In the late part of the growing season (August), the size and differentiation number of enlarged cells in the transplanting origin of

基金项目:国家"十二五"科技支撑项目(2011BAD37B01);教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-12-0810);长江学者和创新团队发展计划(IRT-15R09)共同资助

收稿日期:2015-12-17; **网络出版日期**:2016-10-29

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangxc-cf@nefu.edu.cn

Songling was 5 μm and 4, respectively, whereas these values were 9 μm and 7 in the transplanting destination (Maoershan), representing a nearly 2-fold increase. The size of mature cells in the transplanting origin of Songling was larger than that in the other two groups, which may be related to the change in water status. Temperature increase didn't directly change the physiological characteristics, such as plant growth period, which might be controlled by genetic factors. We found that the branchlets were more affected by the temperature increase than the main trunk. The radial growth of *Larix gmelinii*, including the diameter, number, and growth period of the tracheids, is expected to decline when global temperature increases, especially during epochs with the contemporary precipitation decrease. Our provenance experiments provide important original data to benchmark the predictions on the climate warming effects on *Larix gmelinii* growth and forest ecosystem changes in northeast China.

Key Words: *Larix gmelinii*; tree rings; global warming; cambium; slicing technology

近几十年以来,人类活动引起温室气体排量增加,致使地表温度升高,导致全球持续变暖[1],模型预测未来升温可能更为明显[2]。预计到 2100 年,全球地表温度将相对 1980—1999 年的水平升高 1.1—6.4℃[3],而我国温度将升高 3.9—6.0℃[4]。北部高纬度预计将有更大幅度的变暖[5-6],全球升温对高纬度地区影响显著[1,7],这可能导致高纬度寒温带森林面积大幅度下降[7-8]。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)林是我国北方森林的优势植被类型[9],在大兴安岭地区占到 70%以上[10],其碳储量约占全国森林总碳储量的 8.5%[11]。据张新时[12]、程肖侠等[13]预测,温度、降水量增加到一定程度时,兴安落叶松林可能向北大幅移动。因此,探索兴安落叶松对全球变暖的响应具有重要意义。

在树木径向生长与气候变化的响应关系上,温度一直是一个主要研究因子。有些树木年轮宽度与生长季前后的温度呈负相关,即温度越高径向生长量越少[14],还有一些树木刚好与之相反[15]。这样当温度变化时,不同树木的响应就会出现差异[16-17]。对不同时间段的温度变化,径向生长也有不同响应,5—8 月的温度升高可以促进山杨(*Populus davidiana*)的径向生长[18]。在树木径向生长过程中,管胞的一些形态特征同年轮宽度一样也传递着重要气候信息[19]。管腔尺寸和气候波动有紧密的联系[20],2—3 月的平均温度升高将有利于管胞直径的变大[21]。管胞直径、数量、管胞壁厚等一些形态特征存在着较大的差异性[22-23],在气候变化后,管胞的数量、大小、直径、壁厚等特征不可能同时增加[24]。在每年早材形成的 5—7 月,温度对其影响较高。由于早材细胞形成于春季,春季温度的适度提升有利于形成层活动,可形成较大、较多的管胞。入秋后,温度下降,形成层活动趋于停止,形成的管胞较小、较少[25-26]。在对北美云杉(*Picea sitchensis*)的研究中发现,管胞数量和直径与日平均温度有着明显的相关关系[27]。在径向生长的形成层活动中,形成层活动对于温度的响应存在一定的差异,在植物休眠阶段通过局部加热发现,形成层活化区仅为加热区域[28],形成层开始活动后逐渐分化出早材细胞,如果降低温度,对形成层影响较小,主要是晚材比例下降[29]。

本研究通过将不同纬度梯度的兴安落叶松幼苗,移植到其分布区南缘的帽儿山森林生态系统国家野外观测研究站,模拟升温对兴安落叶松的径向生长(包括年轮宽度、茎和枝的木质部管胞特征及形成层分化情况)的影响,以探讨:(1)不同程度的温度升高对兴安落叶松径向生长有什么样的影响,影响是否有差别?(2)不同程度的升温给兴安落叶松径向生长带来的影响在不同部位是否有差别?(3)兴安落叶松移栽前后的同一时期,径向生长是否存在差别?

1　材料与方法

1.1　研究区域概况

本研究将实验地分为两个部分,一部分为移栽原地,另一部分为移栽地。在兴安落叶松自然分布区内由南向北选择 4 个实验点:带岭、孙吴、松岭和塔河,构建 1 条主要由温度驱动的纬度梯度样带(表 1)。于 2004 年秋季,根据其起源、树龄和经营方式等选取上述 4 个地点的兴安落叶松幼苗、地被物和土壤 A、B 层,移植到

其分布区南缘的帽儿山森林生态系统国家野外观测研究站实验地,构成带岭、孙吴、松岭和塔河 4 个实验处理[29]。

实验地采用随机设计,每个处理设置 4 块重复样地,每块样地面积为 10 m×10 m,移栽木行距为1.5 m[29]。

1.2 样品采集

2013 年生长季(6—9 月),在移栽原地(带岭、孙吴、松岭和塔河)和移栽地(帽儿山)分别随机选取 3 棵样树,用微生长锥在每棵样树上取 3 个样芯并放入福尔马林-乙酸-乙醇(FAA)固定液中固定。每棵样树上再分别取 3 个 5 cm 长小枝同样放入 FAA 固定液中固定。固定好的样品后带回实验室后将样芯放入 70%乙醇溶液中,随后再以 5%乙醇浓度递增直至 100%的乙醇溶液脱水浸蜡包埋,随后对包埋好树芯进行石蜡切片,样芯切片后对木质化和非木质化部分主要用染色剂来区分,番红可以将木质化部分染成红色,固绿将非木质化部分染成蓝绿色。用光学显微镜观察切片封好的片子,通过测量细胞形成层扩大细胞的尺寸,结合样地处理后的气候数据进行分析。在时间尺度上通过观察分化细胞的变化,了解木质部形成的季节动态变化。在生长季结束时,用生长锥在塔河、松岭、孙吴和带岭的移栽地(帽儿山)取样,将树芯带回室内实验室后打磨,在光学显微镜下观察成熟管胞的径向长度(以下简称管胞直径)及数量。

表 1 兴安落叶松移栽原地及移栽地的生境基本特征[29]

Table 1 Primary characteristics of habitats in the original and transplanted sites for *Larix gmallinii*

项目 Items	原地 Original sites				移栽地 Transplanting site
	带岭	孙吴	松岭	塔河	帽儿山
纬度 Latitude/(°N)	47.05	49.13	50.43	52.31	45.24
经度 Longitude/(°E)	128.54	127.12	124.25	124.39	127.28
年均温度 Mean temperature/℃	2.5	-1.6	-3.4	-2.4	3.1
年降水量 Total precipitation/mm	575	540	600	463	629
无霜期 Frost-free period/d	115	90—120	100—110	98	120—140
土壤深度(A+B 层) Soil depth/cm	9.8+24.3	20.7+79.3	6.9+19.2	7.5+11	11.2+27.3
土壤类型 Soil type/mm	暗棕壤	暗棕壤 l	棕色针叶林土	棕色针叶林土	暗棕壤
平均地径 Base diameter/cm	3.42±0.57	4.36±0.71	2.62±0.3	1.17±0.2	3.2±0.21
平均树高 Height/m	30.6±3.6	29.9±2.9	172±13	7.7±1.2	2.5±1.4

1.3 统计分析

采用单因素方差分析统计了 2013 年移栽原地和移栽地树干和小枝之间扩大细胞和成熟细胞大小、数量以及管胞直径、数量,用多重比较来分析每个移栽原地之间的差别和移栽后的差别。

2 结果与分析

2.1 移栽原地自然温度梯度下兴安落叶松径向生长的差异

温度升高对兴安落叶松径向生长有一定促进作用(图 1)。4 个移栽原地构成的纬度梯度中,纬度较低的带岭和孙吴的平均年轮宽度显著高于纬度较高的松岭和塔河。从时间序列上看,纬度最高的塔河每年径向生长量波动不大,每年径向生长量基本上在 4 个移栽原地中都是最低的。纬度最低的带岭每年的径向生长量都相对较高,而孙吴在个别年份径向生长量突出。

在 2013 年生长季末,将当年的年轮树芯打磨光滑后在显微镜下测得管胞直径并且按着由早材向晚材方向排列(图 2)。在生长季初期,4 个移栽原地中塔河的管胞直径明显低于其它 3 个移栽原地,带岭、孙吴和松岭 3 个移栽原地之间没有明显差别。在生长季后期的晚材管胞直径上,可以看出带岭管胞的直径要高于其它移栽原地的管胞直径,塔河移栽原地依然是各原地中最低的。由此,管胞的直径与纬度相反,纬度越高,兴安落叶松管胞直径越小。从管胞数量看,带岭在生长季阶段数量最多,然后随纬度的升高而递减,松岭的管胞数量比孙吴略低,纬度最高的塔河管胞数量是 4 个移栽原地中最少的,生长期也是最短的。温度差异导致带岭

兴安落叶松管胞直径和数量均最高,塔河的均最低。

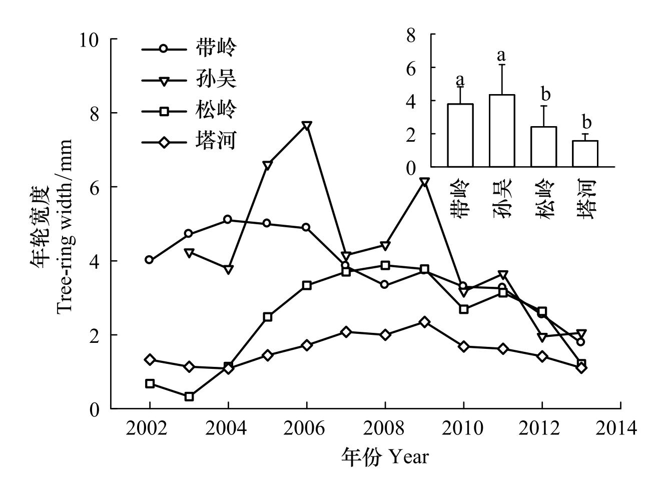


图 1　带岭、孙吴、松岭和塔河移栽原地年轮宽度比较

Fig. 1　Comparison of tree-ring width of *Larix gmelinii* in Dailing, Sunwu, Songling and Tahe

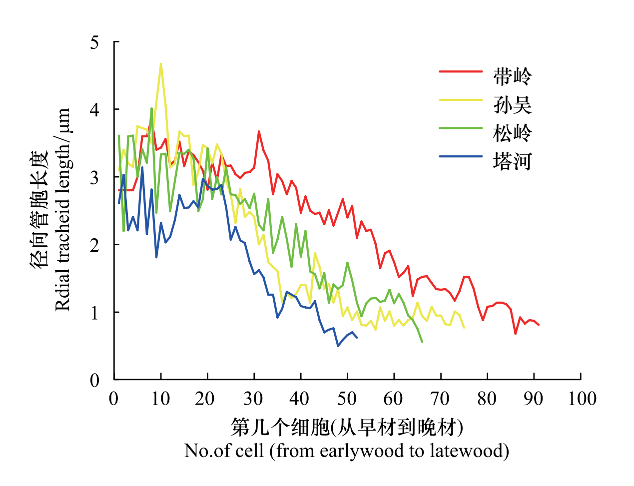


图 2　带岭、孙吴、松岭和塔河移栽原地径向管胞直径从早材到晚材变化比较

Fig. 2　Comparison of radial tracheid length from the first earlywood cell to the last latewood cell at Dailing, Sunwu, Songling and Tahe

2.2　模拟升温对兴安落叶松主干形成层扩大细胞的影响

帽儿山地区移栽木从分化细胞的数量上看(图 3),6 月初,孙吴扩大细胞数量相对较少,扩大细胞大小略大。整体看,3 个地点移栽木在扩大细胞大小上没有显著差别,而扩大细胞数量则是松岭移栽木显著高于孙

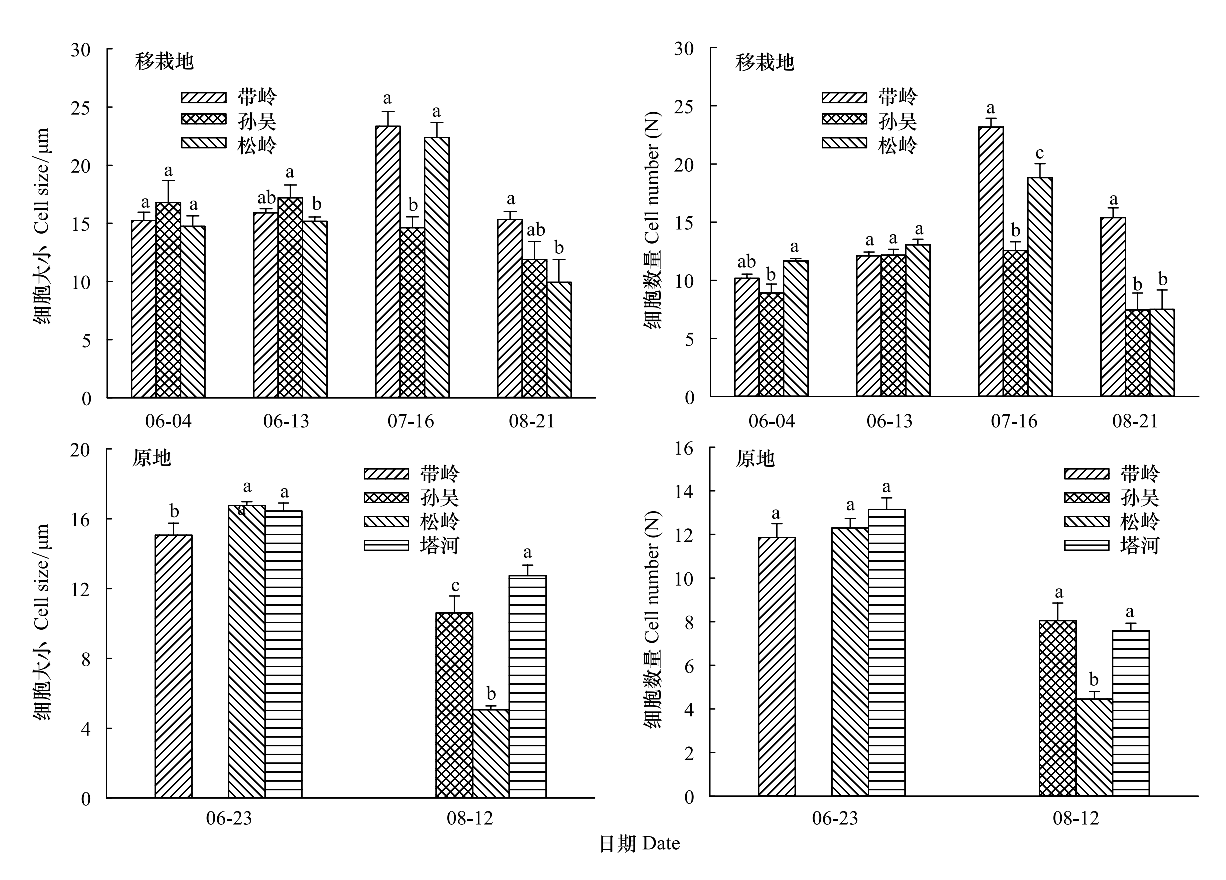


图 3　在生长季不同阶段移栽地和原地微生长芯扩大细胞数量及大小比较

Fig.3　Comparison of the expanded cell number and size at different time of growing season for original and transplanting sites

吴移栽木。6 月中旬,3 组移栽木的扩大细胞数量没有显著差别,扩大细胞大小则是孙吴显著高于松岭,并且达到扩大细胞大小的峰值。7 月中旬,3 组移栽木的扩大细胞数量均达到峰值,带岭显著高于其它两组,孙吴扩大细胞数量最少。带岭和松岭移栽木的扩大细胞大小也在 7 月达到峰值,均显著高于孙吴扩大细胞。8 月下旬,移栽木扩大细胞数量与大小的趋势相同,带岭移栽木扩大细胞数量和大小均为最高,显著高于其它地区的移栽木(图 3)。8 月份的这一趋势也与移栽木之前原地的纬度相一致,即原地纬度越高停止生长越早。综合移栽木扩大细胞大小和数量分析,带岭移栽木在 7 月出现峰值,且均高于其它两地的移栽木;孙吴移栽木变化曲线幅度不大;松岭移栽木则是在生长季阶段细胞分化最早的移栽木,但是在 8 月和孙吴移栽木开始一起逐渐停止生长,时间上要早于带岭的移栽木(图 3)。

由移栽原地与移栽地兴安落叶松形成层扩大细胞活动可知,松岭地区兴安落叶松与移栽地一样在 6 月初期也开始分化细胞开始生长,而在 8 月份的时候逐渐停止分化;虽然这一习性整体上并没有因为温度的升高而改变,但是在细节上二者存在差异较大。松岭原地在 8 月份时,分化的扩大细胞平均大小为 5 μm,分化数量为 4。而移栽地在 8 月份时扩大细胞平均大小为 9.9 μm,分化数量为 7,增长了近一倍;说明温度升高虽然不能改变松岭地区兴安落叶松的生活习性,但是可以影响各个发育阶段的生长幅度。8 月份原地取样,扩大细胞均值最小的为松岭,主要原因是切片中松岭几乎全部都是接近停止生长的状态,而其次的孙吴出现了部分接近停止分化的样本。扩大细胞在数量上松岭也是移栽原地样树中最少的(表 2)。

表 2 原地与移栽地树干扩大细胞数量和大小比较

Table 2 Comparisons of the enlarged cell number and size at original and transplanting sites

样地 Sites	细胞数量 Cell number (mean ± SE) (N)		细胞大小 Cell size (mean ± SE) /μm	
	6 月 June	8 月 August	6 月 June	8 月 August
带岭 (M)	11.0±0.33	15.4±0.84	15.5±0.44	15.3±0.70
带岭 (Y)	11.9±0.63	—	15.1±0.68	—
孙吴 (M)	10.0±0.65	7.4±1.47	16.9±1.32	11.9±1.55
孙吴 (Y)	—	8.1±0.80	—	10.6±0.96
松岭 (M)	12.3±0.34	7.5±1.67*	14.9±0.42	9.9±1.95*
松岭 (Y)	12.3±0.43	4.5±0.34	16.8±0.22	5.1±0.22
塔河 (M)	—	—	—	—
塔河 (Y)	13.2±0.53	7.6±0.34	16.4±0.47	12.8±0.60

* 表示移栽地和原地差异显著($P < 0.05$);M:移栽地 Transplanting site,Y:原地 Original sites

2.3 模拟升温对兴安落叶松小枝形成层扩大与成熟细胞的影响

从不同纬度移栽至帽儿山的兴安落叶松小枝(2—3 年生)细胞大小可以看出(图 4),6 月初,松岭移栽木的扩大细胞大小略大于其它两地的移栽木,但不显著。6 月中旬,松岭移栽木的扩大细胞大小显著高于其它两地的移栽木。7 月份,3 组移栽木的扩大细胞大小差异不显著,孙吴移栽木扩大细胞的大小达到峰值。8 月份,孙吴移栽木的扩大细胞大小显著低于其它两地的移栽木。带岭和松岭达到扩大细胞大小的峰值。9 月份 3 地的移栽木差异不显著,但是孙吴还是略低的。孙吴移栽木的生长时期相对较短,带岭的增长速率则是最高的。

从扩大细胞数量上看(图 4),6 月份,孙吴移栽木显著小于其它地点的移栽木。7 月份,3 个地点的移栽木细胞数量没有显著差异,均达到峰值。8 月份孙吴移栽木的细胞数量显著低于其它两地的移栽木。9 月份,3 个地点的移栽木在小枝扩大细胞数量上没有显著差异。综合不同地点移栽木小枝扩大细胞大小和数量比较,可以得出孙吴小枝的生长时间最短,松岭略低于带岭。

从移栽木小枝成熟细胞大小上看(图 4),松岭移栽木的成熟细胞明显大于其它两地,6 月份的成熟细胞中全部都是早材细胞,早材多与水分相关,水分充足时管胞直径较大,因为松岭相比其它两地湿度差最大,导致早材形成的管胞较大。8 月份,松岭移栽木成熟细胞大小明显低于其它两地。8 月份已经开始出现晚材细

胞,这样成熟细胞大小的均值被拉低,晚材细胞数量要高于其它两地,接近停止生长,导致细胞大小均值上显著低于其它地区。

从移栽木小枝成熟细胞数量上看(图 4),带岭地区要高于其它两组,说明在小枝活动中带岭移栽木优先开始生长活动。在随后月份中,数量都是逐渐增加的,但是增加速度最快的是松岭移栽木,它在 6 月份活动相对较晚,但是从 7 月份开始就在数量上领先,并在 8 月份显著高于其它组。结合成熟细胞大小,可以发现松岭移栽木在 8 月份时数量明显超过带岭,但是在平均大小上却略小。所以在 8 月份时孙吴和松岭移栽木都出现大量晚材细胞,相比较而言,带岭移栽木晚材细胞最少,生长时期更长。

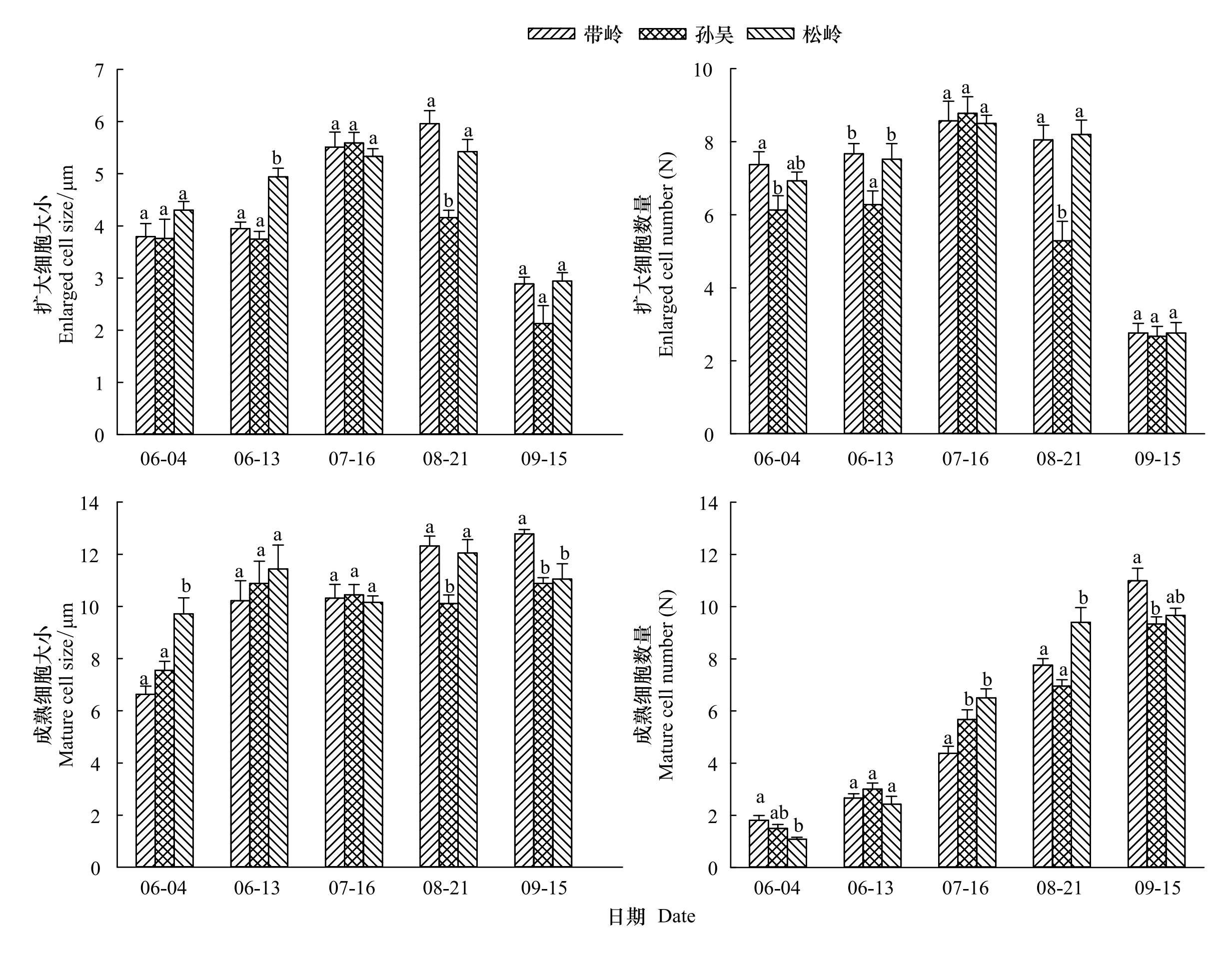


图 4　移栽地兴安落叶松小枝扩大、成熟细胞大小及数量比较

Fig.4　Comparisons of the enlarged and mature cell size and number at braches of *Larix gmelinii* from different transplanting sites

6 月份的小枝在移栽原地中,带岭的扩大细胞大小明显高于其它移栽原地(图 5),数量上带岭和松岭明显高于塔河(图 5)。而 6 月份的各个移栽原地中成熟细胞的大小无显著差异(图 5),数量上看,带岭最高,塔河最低(图 5)。在生长季初期,兴安落叶松的小枝径向生长量与纬度分布相吻合,即温度在生长季初期小枝的径向生长中是关键因子。在不同纬度的移栽原地中,小枝成熟细胞的大小都没有显著差异,纬度较低的带岭地区,成熟细胞的数量在生长季初期、中期和晚期都显著高于其它移栽原地。此外,带岭地区的扩大细胞大小和数量在生长季中期明显高于其它移栽原地。

从移栽地和原地小枝细胞数量和大小比较可以看出(表 3),温度升高有利于兴安落叶松小枝的径向生长。但是移栽地中带岭移栽木的小枝并没有因为温度升高而增加细胞数量和大小,相反在生长季初期,带岭成熟细胞大小上甚至明显低于原地和其它地区的移栽木。在生长季末,带岭移栽木小枝成熟细胞数量比原地减少了近 1/3。在松岭和带岭地区在生长季初的 6 月,其扩大细胞的数量和大小以及成熟细胞的数量和大小没有差异,表明与移栽后的小枝在帽儿山有共同的生长轨迹,以表示对移栽地的适应。

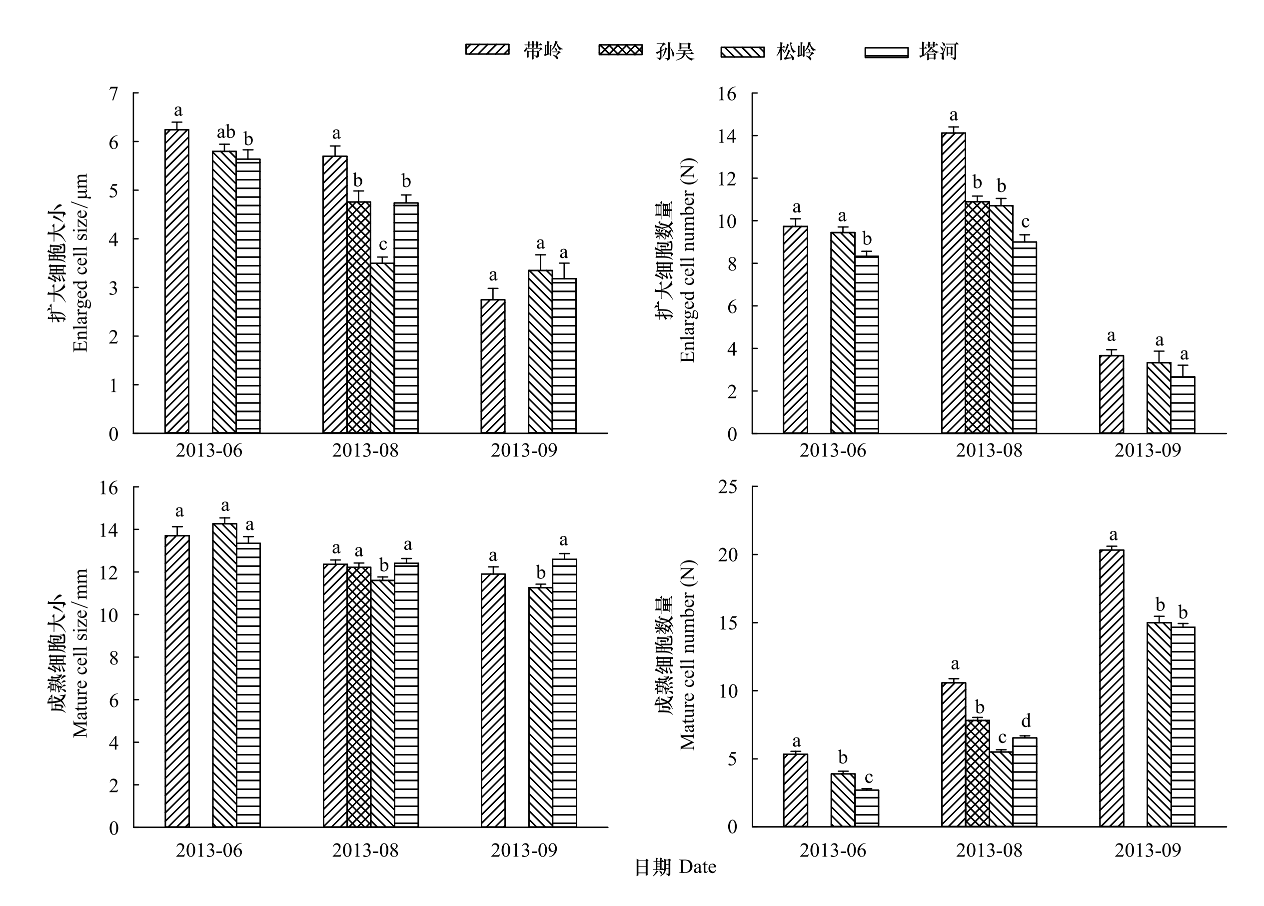


图 5　原地兴安落叶松小枝扩大、成熟细胞大小及数量比较

Fig.5　Comparisons of the enlarged and mature cell size and number at braches of *Larix gmelinii* from original sites

表 3　原地与移栽地小枝扩大、成熟细胞数量和大小比较

Table 3　Comparisons of the enlarged and mature cell number and size at original and transplanting sites

样地 Site	扩大细胞 Enlarged cell (mean ± SE)				成熟细胞 Mature cell (mean ± SE)			
	数量 Number (N)		大小 Size /μm		数量 Number (N)		大小 Size /μm	
	6 月 June	8 月 August	6 月 June	8 月 August	6 月 June	8 月 August	6 月 June	8 月 August
带岭(M)	7.0±0.23	8.1±0.40	4.4±0.15	6.0±0.25	2.3±0.13	7.8±0.24	8.2±0.46	12.3±0.38
带岭 (Y)	9.7±0.36 *	14.1±0.28 *	6.2±0.16 *	5.7±0.21	5.3±0.22 *	10.6±0.29 *	13.7±0.42 *	12.4±0.20
孙吴(M)	6.2±0.27	5.3±0.53	4.2±0.20	4.2±0.14	2.3±0.21	7.0±0.25	9.2±0.57	10.1±0.33
孙吴(Y)	—	10. 9±0.27 *	—	4.8±0.23	—	7.8±0.23	—	12.2±0.20 *
松岭 (M)	7.2±0.25	8.2±0.39	5.1±0.12	5.4±0.23 *	1.9±0.22	10.4±0.97 *	10.4±0.53	12.1±0.52
松岭(Y)	9.4±0.26 *	10.7±0.34 *	5.8±0.15 *	3.5±0.13	3.9±0.20 *	5.5±0.16	14.3±0.27 *	11.6±0.17
塔河 (M)	—	—	—	—	—	—	—	—
塔河(Y)	8.3±0.23	9.0±0.34	5.6±0.19	4.7±0.16	2.7±0.11	6.5±0.15	13.4±0.31	12.4±0.22

* 表示移栽地和原地差异显著($P < 0.05$);M:移栽地 Transplanting site,Y:原地 Original sites

3　讨论

树木年轮是研究树木生长与气候关系的重要途径,具有定年准确、连续性强、分辨率高、易于获取和复本量大等优点,已被广泛用于全球变化以及古气候研究[15-26,30-33]。树轮解剖特征是反映树木生长的一种更高分辨率代用指标,也是树轮在细胞尺度上的分量。已被广泛用于全球变化研究[19-24,34-35]。近年来,东北地区温度显著升高[30,31]。在寒冷环境中生长的树木,木质部是由温度主导代谢活动[32],因此温度变化影响和改变树木的年轮特征[33]。随纬度梯度变化的主要气候因子是温度[35],不同纬度移栽模拟了温度升高对兴安落叶

松径向生长的影响。移栽后,孙吴的年轮宽度超过低纬度的带岭,表明增温幅度不同对兴安落叶松径向生长的影响也存在差异。树轮对环境变化的记录上除了宽度外,树轮解剖结构也记录不少的生态环境信息[34, 36]。树轮解剖结构相对于树轮宽度长期对气候的响应,更能展现短期内气候变化对树木径向生长的影响。2013年兴安落叶松的管胞大小及数量在不同纬度地区有明显的区分,带岭管胞直径相对较大,管胞数量明显多于其它地区,这导致带岭的径向生长量较大。塔河年均温度比带岭低约 6℃,年均降水量也是 4 个移栽原地中最少的,其管胞大小和树轮明显低于其它地区,导致塔河地区的径向增量最小。

树木生长发育过程受到外部因素和内部因素的控制,外部因素主要有温度、降水和日照等。物候观测、遥感数据等证实了温度升高提早树木展叶期、延迟落叶期,进而延长了植物的生长期[37-38],而生长期的延长会显著影响树木的径向生长[39]。高纬度地区树木形成层的活动主要依赖夏季温度,在低温时期提升温度,可以促进形成层开始活动[28]。移栽后,松岭兴安落叶松树干生长时期延长,导致生长期内形成层分化的细胞数量和大小增加,进而使径向生长量增加,Vaganov 等[40]也发现北方树线附近的落叶松管胞直径会因长期的夏季升温而显著增加。移栽原地中,带岭纬度最低,在 6 月份,移栽后树干扩大细胞大小并未显著增加,细胞数量也有减少趋势。这表明温度在一定阈值内增加有利于树木的径向生长,超过这个阈值继续增加可能减少树木径向[41]。不同纬度样地落叶松南移(升温)后,径向生长上表现一定程度上增加趋势,但模拟升温的强度与相应的生长量或形成层活动并不成正比,这可能是移栽(升温)后控制落叶松径向生长的限制因子发生转变的结果[19,42];不同纬度兴安落叶松南移后,温度对落叶松的限制作用相对减弱,其他的环境因子如升温所引起的暖干旱可能会使得水分取代温度成为新的主控因子。已有研究表明,东北升温在一定程度上促进了树木径向生长,但是近几十年径向增长的速度有所减缓,这可能与温度的阈值效应以及升温带来的干旱胁迫有关[30,43]。高纬度地区,树木生长(或新细胞产生)约于 8 月中旬停止,生长季长度主要由形成层活动的开始日期决定[44];相反,本研究则发现移栽地(升温)与原地兴安落叶松茎干形成层扩大细胞的数量及大小,在生长季初期差异不显著,而生长季末期差异显著,表明升温可能会以推迟生长季结束时间的方式延长生长季。

研究不同功能型植物的小枝生长特征,可以更好地理解植物功能性状随环境变化发生的一些改变[45]。在生理上许多复杂的器官有单独的代谢机能,小枝可以看作是树木生长的独立器官,具有一定的独立性[46],是树木最有活力的部分之一[47]。小枝的次级组织较少,在内部能很快的进行营养物质和碳水化合物流动和转移,相比整株树木对环境的响应更显著或者具有与主干不同的响应特征[48]。移栽前,在生长季初期,原地小枝扩大细胞大小与温度呈正比,即随纬度升高,温度降低,扩大细胞大小降低;在生长季末期,小枝成熟细胞数量也与温度成正比,带岭成熟细胞数量是最多的。移栽到低纬度地区后,松岭小枝成熟细胞大小高于其它地点的移栽木,但在成熟细胞数量上的优势不明显。孙吴小枝成熟和扩大细胞都略低于来自松岭的移栽木,可能是由于移栽后帽儿山水分高于原地所致。在生长季中,小枝扩大细胞大小和数量差异都不显著,说明小枝的径向生长与温度的升高不成正比。但在生长季初期的成熟细胞数量可以看出移栽木形成层活动的起始时间还是略有不同。相对树木的茎干而言,移栽后兴安落叶松的小枝木质部解剖特征相比主茎变化更为显著,小枝对气候变化(升温)响应更为敏感,树木小枝的解剖特征相比主干更适合被用于研究树木生长与气候关系的变化。升温后小枝扩大细胞数量明显减少(表 3),表明升温后,兴安落叶松的生长策略已由强调多细胞同时分化的数量速度取胜模式向强调分化持续时间的时间取胜模式转变[42]。

年轮中记载了大量的信息,是众多环境因子在不同时间段内综合作用结果,很难确定某一特定环境因子在特定时期内对树木生长的单独影响[49]。一般认为,温度是限制高纬度地区树木生长的关键因子,也是影响寒带或温带森林树木形成层活动或解剖特征重要因素[42]。虽然移栽原地落叶松树轮宽度并未随温度梯度而呈现出线性的上升或下降的趋势,但整体表现出高纬度年轮较窄,低纬度年轮较宽的特征(图 1),这也从侧面印证了纬度梯度上温度的限制作用。孙吴地区落叶松轮宽整体上高于带岭地区;一方面,可能是由于该地区土层相对较深(A+B 层厚为(20.7+79.3) cm),能为落叶松生长提供更多的养分;另一方面,异常充沛的降水也为落叶松生长提供必要的水分条件;如 2004、2005 年孙吴地区生长季初期(4—5 月)的降水量分别为

104.7、158 mm 远高于近几十年来均值(69 mm),充沛的降水提早落叶松的形成层活动并加速细胞的分裂与分化,进而形成宽轮;2009 年充沛的生长季(5—8 月,530 mm 近似年平均 540 mm)降水也有可能是导致该年生长量较高的原因。此外,种间或种内关系等也可能是产生以上差异的部分原因。

4 结论

本研究通过将带岭、孙吴、松岭和塔河 4 个不同纬度的兴安落叶松幼苗南移至帽儿山地区,来模拟气候变暖对兴安落叶松年轮宽度以及茎、枝木质部解剖特征的影响。温度升高在一定程度上有利于兴安落叶松的径向生长,但是温度升高与生长量的增加不成正比;降水、种间或种内关系等温度以外干扰因素的影响可能是产生上述现象的原因。不同纬度兴安落叶松南移(升温)后,温度对落叶松的限制作用相对减弱,水分对树木生长的限制作用增强。南移(升温)后,兴安落叶松的生长策略已由强调多细胞同时分化的数量取胜模式向强调分化持续时间的时间取胜模式转变。升温使兴安落叶松的生长季结束延迟,间接延长了生长季长度。兴安落叶松小枝解剖特征相比主干解剖特征对升温响应更敏感,小枝相比主干而言更适合被用于气候变化研究。

参考文献(References):

[1] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.

[2] Marotzke J, Forster P M. Forcing, feedback and internal variability in global temperature trends. Nature, 2015, 517(7536): 565-570.

[3] Hansen J, Ruedy R, Sato M, Reynolds R. Global surface air temperature in 1995: return to pre-Pinatubo level. Geophysical Research Letters, 1996, 23(13): 1665-1668.

[4] 《气候变化国家评估报告》编写委员会. 气候变化国家评估报告. 北京: 科学出版社, 2007.

[5] Bonsal B R, Zhang X, Vincent L A, Hogg W D. Characteristics of daily and extreme temperatures over Canada. Journal of Climate, 2001, 14(9): 1959-1976.

[6] Vincent L A, Mekis E. Changes in daily and extreme temperature and precipitation indices for Canada over the twentieth century. Atmosphere-Ocean, 2006, 44(2): 177-193.

[7] Krankina O N, Dixon R K. Forest management options to conserve and sequester terrestrial carbon in the Russian Federation. World Resource Review, 1994, 6(1): 88-101.

[8] 周广胜, 王玉辉, 张新时. 中国植被及生态系统对全球变化反应的研究与展望. 中国科学院院刊, 1999, 14(1): 28-32.

[9] 周以良, 董世林, 聂绍荃. 黑龙江树木志. 哈尔滨: 黑龙江科学出版社, 1986.

[10] 徐化成. 中国大兴安岭森林. 北京: 科学出版社, 1998.

[11] 周玉荣, 于振良, 赵士洞. 我国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡. 植物生态学报, 2000, 24(5): 518-522.

[12] 张新时. 研究全球变化的植被-气候分类系统. 第四纪研究, 1993, 13(2): 157-169.

[13] 程肖侠. 气候变化背景下中国东北森林的演替动态[D]. 北京: 中国科学院研究生院(大气物理研究所), 2007.

[14] 何维明, 董鸣. 升高气温对旱柳光合和生长的影响. 林业科学, 2003, 39(1): 160-164.

[15] 刘春延, 谷建才, 李吉跃, 陈平, 陆贵巧, 田国恒. 塞罕坝华北落叶松生长与气候因子的相关分析. 北京林业大学学报, 2009, 31(4): 102-105.

[16] 熊伟, 王彦辉, 于澎涛, 刘海龙, 时忠杰, 管伟. 六盘山南坡华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*) 树干直径生长及其对气象因子的响应. 生态学报, 2007, 27(2): 432-441.

[17] 张先亮, 何兴元, 陈振举, 崔明星, 黎娜. 大兴安岭山地樟子松径向生长对气候变暖的响应——以满归地区为例. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3101-3108.

[18] 王雨茜, 高露双, 赵秀海. 长白山山杨年轮年表及其与气候变化的关系. 东北林业大学学报, 2013, 41(1): 10-13.

[19] Olano J M, Eugenio M, García-Cervigón A I, Folch M, Rozas V. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate. International Journal of Plant Sciences, 2012, 173(2): 137-149.

[20] Carrer M, von Arx G, Castagneri D, Petit G. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. Tree Physiology, 2015, 35(1): 27-33.

[21] DeSoto L, De la Cruz M, Fonti P. Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress. Canadian Journal of Forest Research, 2011, 41(6): 1280-1294.

[22] 赵西平, 郭明辉. 落叶松管胞形态与气候变化关系的实证分析. 东北林业大学学报, 2009, 37(7): 45-48.

[23] Deslauriers A, Morin H. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. Trees, 2005, 19(4): 402-408.

[24] 赵西平, 郭明辉. 人工林红松管胞形态对气候变化的响应. 东北林业大学学报, 2009, 37(8): 1-4.

[25] 高洪娜, 高瑞馨. 气象因子对树木生长量影响研究综述. 森林工程, 2014, 30(2): 6-9.

[26] Mäkinen H, Njd P, Saranpää P. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. Tree Physiology, 2003, 23(14): 959-968.

[27] Barnett J R, Miller H. The effect of applied heat on graft union formation in dormant *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. Journal of Experimental Botany, 1994, 45(1): 135-143.

[28] Gričar J, Zupančič M, Čufar K, Koch G, Schmitt U W E, Oven P. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). Annals of Botany, 2006, 97(6): 943-951.

[29] 霍宏. 气候暖化对兴安落叶松光合和生长影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.

[30] 朱良军, 杨婧雯, 朱辰, 王晓春. 林隙干扰和升温对小兴安岭红松和臭冷杉径向生长的影响. 生态学杂志, 2015, 34(8): 2085-2095.

[31] 刘实, 闫敏华, 隋波. 东北三省冬季气温变化的有关研究进展. 气候变化研究进展, 2009, 5(6): 357-361.

[32] Rossi S, Morin H, Deslauriers A, Plourde P Y. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. Global Change Biology, 2011, 17(1): 614-625.

[33] 封晓辉, 程瑞梅, 肖文发, 王瑞丽, 王晓荣, 刘泽彬. 基于日均温度的华山松径向生长敏感温度研究. 生态学报, 2012, 32(5): 1450-1457.

[34] Fonti P, Von Arx G, García-González I, Eilmann B, Sass-Klaassen U, Gärtner H, Eckstein D. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. New Phytologist, 2010, 185(1): 42-53.

[35] 方精云. 地理要素对我国温度分布影响的数量评价. 生态学报, 1992, 12(2): 97-104.

[36] Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson N G, Zanne A E. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecology letters, 2009, 12(4): 351-366.

[37] Zheng J Y, Ge Q S, Hao Z X, Wang W C. Spring phenophases in recent decades over eastern china and its possible link to climate changes. Climatic Change, 2006, 77(3): 449-462.

[38] Chen X Q, Hu B, Yu R. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. Global Change Biology, 2005, 11(7): 1118-1130.

[39] Hasenauer H, Nemani R R, Schadauer K, Running S W. Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. Forest Ecology and Management, 1999, 122(3): 209-219.

[40] Vaganov E A, Hughes M K, Shashkin A V. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings. Berlin Heidelberg: Springer, 2006.

[41] Drake J E, Aspinwall M J, Pfautsch S, Rymer P D, Reich P B, Smith R A, Crous K Y, Tissue D T, Ghannoum O, Tjoelker M G. The capacity to cope with climate warming declines from temperate to tropical latitudes in two widely distributed *Eucalyptus* species. Global Change Biology, 2015, 21(1): 459-472.

[42] Vaganov E A, Anchukaitis K J, Evans M N. How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics // Hughes M K, Swetnam T W, Diaz H F, eds. Dendroclimatology. Netherlands: Springer, 2011: 11: 37-75.

[43] 李牧. 东北三大硬阔年轮与气候关系[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.

[44] Mikola P. Temperature and tree growth near the northern timberline // Kozlowski T T, ed. Tree Growth. New York: Ronald Press, 1962: 265-274.

[45] Sun S C, Jin D M, Shi P L. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. Annals of Botany, 2006, 97(1): 97-107.

[46] Westoby M, Wright I J. The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. Oecologia, 2003, 135(4): 621-628.

[47] 杨冬梅. 贡嘎山植物小枝功能性状在不同生活型和不同海拔间的比较研究[D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所, 2009.

[48] 郭庆学, 柴捷, 钱凤, 张腾达, 刘文丹, 陶建平. 不同木本植物功能型当年生小枝功能性状差异. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1465-1470.

[49] de Luis M, Novak K, Raventós J, Gričar J, Prislan P, Čufar K. Climate factors promoting intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) from semiarid sites. Dendrochronologia, 2011, 29(3): 163-169.